©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Über die Entwicklung des Hornzapfens von *Miotragocerus*

Von Erich Thenius
(Paläontologisches und Paläobiologisches Institut der Universität Wien)

Mit 4 Textabbildungen

(Vorgelegt in der Sitzung am 19. Februar 1948)

I. Einleitung.

Anläßlich der Durchsicht der Sammlungen des Naturhistorischen Museums Wien nach tertiären Bovidenresten aus dem Wiener Becken gelangte auch ein etwas beschädigter, als *Protoryx* sp. bezeichneter Hornzapfen (s. Pia und Sickenberg, 1934, p. 281, Nr. 2357) in meine Hände, dessen proximale, z. T. noch Reste des Frontale umfassende Partien von einem eisenschüssigen, konkretionsartig verfestigten Sand umgeben waren. Der nur schwach gekrümmte, im Querschnitt rundliche Hornzapfen stammt aus unterpliozänen Schichten von Altmannsdorf (Wien-Meidling) und schien durch eine scheinbar an der Hinterseite gelegene basale Verdickung ein Unikum zu sein.

Nachdem ein Vergleich mit anscheinend in Betracht kommenden Formen zu keinem Resultate führte, ergab die nunmehr notwendig gewordene Präparation die überaus überraschende Feststellung, daß die erwähnte basale Anschwellung nicht an der Hinterseite, sondern vorne innen gelegen war und die ursprünglich angenommene Rückwärtskrümmung des Hornzapfens einer annähernd entgegengesetzten entsprochen haben mußte. Damit war nicht nur die Bestimmung als *Protoryx* sp. hinfällig, sondern durch die basale Vorwölbung ein Hinweis auf die Tragocerinen gegeben.

Ließ die poröse Beschaffenheit der Oberfläche auf ein junges Individuum schließen, so wurde dies durch die infolge der Präparation freigelegte Nahtfläche des Frontale gegen das (nicht mehr

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

vorhandene) Parietale bestätigt. Weiter ergab die Präparation eine starke Pneumatizität des basalen Teils des Hornzapfens. Durch weitgehende Ähnlichkeit mit einem etwas größeren, als *Tragocerus amaltheus* bezeichneten Hornzapfen aus Mistelbach (Niederösterreich), der ebenfalls durch schwache Vorwärtskrümmung und rundlichen Querschnitt des distalen Teils ausgezeichnet ist, verstärkte sich mein Verdacht, daß der Hornzapfen aus Meidling bloß ein Jugendstadium von *Tragocerus* oder einer verwandten Gattung darstelle, was schließlich durch zwei nahezu vollständige, individuell zusammengehörige Hornzapfen derselben Form aus Inzersdorf (s. Pia und Sickenberg, 1934, p. 280, Nr. 2351) bestätigt wurde. Charakteristisch ist für sämtliche Hornzapfen die mit zunehmender Größe (und damit Alter) nach oben rückende Stufe in der Vorderkante. Sämtliche erwähnte Stücke befinden sich, soweit nicht anders vermerkt, in der Sammlung des Naturhistorischen Museums Wien, Geologisch-Paläontologische Abteilung. Für Überlassung zur Bearbeitung bin ich den Herren Direktoren Prof. Dr. F. Trauth und Prof. Dr. O. Kühn zu Dank verpflichtet.

Kurz darauf gelangte durch die Liebenswürdigkeit Herrn Dr. H. Zapfe's ein weiteres, aus Altmannsdorf (Wien-Meidling) stammendes Hornzapfenfragment der gleichen Art aus seiner Privatsammlung in meine Hände, das von Pia und Sickenberg (1934, p. 444, Nr. 3643) als *? Gazella* sp. angeführt wird. Zugleich erwies sich auch der von Pia und Sickenberg (1934) als *Palaeoryx* sp. signalisierte Rest aus Mistelbach als juveniler Hornzapfen dieser Art.

Angaben über das Wachstum und die Bildung des knöchernen Hornzapfens bei den Tragocerinen finden sich praktisch nur bei B. Bohlin (1935), da M. Kretzoi (1941) sich bloß über die Form der Hornscheide ausläßt und G. E. Pilgrim (1941) sich nur auf Bohlin's Arbeit stützt. Bohlin äußert sich ausführlich darüber, ohne allerdings seine Ansicht hinreichend mit jungen Altersstadien belegen zu können oder solche abzubilden. Er schreibt (l. c., p. 8): „Die ontogenetische Entwicklung des Horns habe ich mir folgendermaßen gedacht. Bei jungen Individuen war der Hornzapfen im Querschnitt rund oder oval und ist eine Zeitlang weitergewachsen, ohne seinen Querschnitt wesentlich zu verändern. Dann setzt an der Basis vorne eine lebhafte Entwicklung von Knochen ein, der die erste Anlage einer vorderen Kante darstellt. Derartiger Knochenzuwachs hat nachher (?) periodisch stattgefunden, und die vordere Kante stellt meiner Meinung nach die Summe einer Anzahl von solchen vorne hinzugefügten Abschnitten dar. Ich stütze meine Behauptung darauf, daß an fast allen Hörnern, welche Form

oder Größe sie auch haben, der unterste Teil der Vorderkante eine großlöchrige Struktur hat, die darauf hindeutet, daß die Knochensubstanz hier neugebildet ist und noch wächst."

Es war daher von großem Interesse, die von Bohlin auf Grund erwachsener Individuen verschiedener „Rassen" und „Arten" von Tragocerinen abgeleiteten Schlußfolgerungen nun durch Material eines fest umrissenen Formenkreises belegen zu können. Sie beweisen nicht nur die Richtigkeit der von Bohlin geäußerten Ansicht, sondern lassen auch weitere Schlüsse über Natur und Wachstum der Hornscheide zu.

II. Systematische Stellung und geologisches Alter der Hornzapfen.

Bevor ich auf die Beschreibung der einzelnen Altersstufen eingehe, sei noch die systematische Stellung der Hornzapfen erörtert. Wie erwähnt, waren der von einem jüngeren Individuum aus Mistelbach und die von einem fast erwachsenen Tier stammenden Hornzapfen aus Inzersdorf von Pia und Sickenberg (1934) zu *Tragocerus amaltheus* gestellt worden. Nun ist im Jahre 1941 durch M. Kretzoi eine neue Antilope (*Dystychoceras pannoniae*) aus angeblich sarmatischen Schichten aus Sopron beschrieben worden, die in der Ausbildung ihrer Hornzapfen mit unserer Form völlig übereinstimmt, so daß ich sie zu dieser Art stellen muß. Die Angabe Kretzoi's (1941), daß es sich um sarmatischen Grobsand handelt, wird bereits durch die Angaben M. Vendl's (1930, p. 104/105) widerlegt, wonach die Schichten der Boor'schen Sandgrube (in denen sich die neue Antilope fand), wenn man von der ungefähr einen Meter mächtigen diluvial-alluvialen Schotterlage bzw. Boden absieht, pontischen Alters sind. „Darunter (unter der diluvial-alluvialen Ablagerung) folgen mit scharfer Grenze schottrige und sandige Schichten. Die oberen Schichten fallen nach $7^1/_2$ bis $8^1/_2{}^h$ unter 26°. Die unteren in derselben Richtung jedoch nur unter 3°. Dieser Diskordanz können wir keine besondere Bedeutung beilegen, weil diese Ablagerung fluviatil ist. Die oberen, stärker fallenden Schichten bestehen weiter oben abwechselnd aus Schotter und Sand, in den tieferen Lagen aber aus schwach konglomeratischen Schichten. Die unter 3° fallenden Schichten bestehen, soweit der bisherige Aufschluß einen Einblick gewährt, aus feinkörnigem grauem Sande. Nicht selten kommen darinnen abenteuerlich gestaltete, manchmal bis $^1/_2$ m große, harte, kalkige Sandsteinkonkretionen vor. Die Konglomerat-Schotterbänke bauen sich aus wohlgerundeten Geschieben auf, welche vorherrschend aus alpinem

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Kalksteinmaterial, nebst verschiedenen kristallinen Schiefern, altem grauem Sandstein (Flysch?), Semmeringquarzit, wie auch aus weißem und farbigem Quarz bestehen."

„Neben gerollten *Tapes gregaria* Partsch-Individuen und Cerithien ist die *Melanopsis (Lyrcaea) impressa* Kr. eine sehr häufige Versteinerung. Die hier aufgeschlossenen Schichten tragen gerade durch das reichliche Vorkommen dieser *Melanopsis* bereits pontischen Charakter. Die Lyrcaceen sind klein, ihre Größe übertrifft 15 cm nur selten" (Vendl 1930, p. 104/5).

Demnach entsprechen die Sande bzw. Schotterlagen dem sogenannten impressa-Horizont K. Friedl's (1937), die dem Unterpannon angehören. An sarmatisches Alter ist schon infolge des Auftretens von groben Schottern nicht zu denken.

Dies bestätigt auch das Vorkommen von *Hyotherium palaeochoerus* in der städtischen Sandgrube von Sopron, womit die Horizontbeständigkeit unserer Antilope bewiesen sein dürfte (Pannon).

Wie aus der Beschreibung und den Abbildungen Kretzoi's hervorgeht, liegt einer der wesentlichen Charaktere des Hornzapfens in dem geknickten Vorderprofil, das mit einer leichten Einwärtskrümmung Hand in Hand geht, und in dem Verhalten des Querschnittes. Dieser, im basalen Teil oval mit flacher Innen- und konvexer Außenseite und scharfer Vorderkante, zeigt über der „Knickung" einen rundlich bis querovalen Querschnitt. Die leichte, etwas nach innen vorne gerichtete Krümmung kommt in der Kretzoi'schen Rekonstruktion (1941, Taf. VIII) zu wenig zum Ausdruck.

Genau das gleiche Verhalten zeigen die einzelnen Stadien aus dem Wiener Becken. Dazu kommt die beiden gemeinsame, geringe Divergenz beider Hornzapfen, der kaum vorspringende dorsale Orbitalrand, die weitgehende Pneumatizität des Hornzapfens und Verteilung der Sinus frontales, die zwischen den Hornzapfen etwas aufgewulstete Stirn und die dahinter an der Innenseite der Hornzapfen gelegenen Vertiefungen der Schädeloberfläche, deren seitliche Ränder leistenförmig hervortreten.

Infolge günstiger Umstände liegen mir nun sämtliche wichtige Wachstumsstadien des Hornzapfens vor, auf Grund derer die Soproner Form als nicht völlig erwachsenes Individuum angesehen werden muß. Gleichzeitig lehren sie uns, wie sehr veränderlich der Hornzapfenquerschnitt, speziell im mittleren Abschnitt, ist und daß diesem bei weitem nicht die von Kretzoi beigemessene Bedeutung zukommt.

Über das Verhältnis von *Dystychoceras pannoniae* Kretzoi

zu den bisher bekannten Tragocerinen äußert sich bereits Kretzoi. Er kommt zu dem Schluß, die Soproner Form generisch abzutrennen.

Als ähnlichste Form wird *Sivaceros* betrachtet, da auch sie die plötzliche Verjüngung des Hornzapfens zeigt (Kretzoi, p. 338). Wie wenig sich M. Kretzoi über die durch das Wachstum bedingten Veränderungen des Hornzapfens im klaren ist, beweisen seine Bemerkungen über sie. „... allerdings ist die plötzliche Verjüngung der Hornzapfen bei *Sivaceros* nur ganz hoch (im oberen Drittel der Gesamtlänge) eingetreten, während dies bei der ungarischen Form im unteren Drittel zu beobachten ist.“ Wie noch bewiesen werden soll, ist dieser Unterschied bloß dem verschiedenen individuellen Alter beider Exemplare zuzuschreiben, womit nichts über den tatsächlich erreichbaren Endzustand gesagt sein soll. Unterschiede im Schädelbau lassen jedoch erkennen, daß die Ähnlichkeiten zwischen *Sivaceros* und *Dystychoceras* bloß auf das eigenartige, beiden gemeinsame Wachstum der Hornzapfen zurückzuführen sind. So ist das Schädeldach bei *Sivaceros* gewölbt, die seitlichen Leisten fehlen, die Hinterhauptsfläche ist stark eingedellt usw., bei *Dystychoceras* ersteres flach und von Leisten begrenzt, die Hinterhauptsfläche nur schwach vertieft ...

Können wir damit *Sivaceros* für den weiteren Vergleich ausschalten, so muß die bereits von Kretzoi festgestellte Ähnlichkeit mit Formen wie „*Tragocerus*“ *leskewitschi, Tragocerus amalthea* 2. Rasse und *Miotragocerus* noch einmal überprüft werden. Wie schon Kretzoi erkannte, unterscheidet sich „*T.*“ *leskewitschi* durch den Bau der Hornzapfen, geringe Größe und andere primitive Merkmale von *T. amalthea* und nähern sie *Miotragocerus* (über *Tragocerus csakvarensis* kann ich mich nicht äußern, immerhin muß mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß diese mit *Dystychoceras pannoniae* ident ist), indem übereinstimmend mit dieser Form die Hornzapfen ein ähnliches Profil aufweisen (s. Borissiak 1914, Taf. IV, Fig. 5 a), was auch für die 2. Rasse von *Trag. amalthea* aus Pikermi gilt, von der ich Originale im Naturhistorischen Museum Wien vergleichen konnte. Letztere unterscheidet sich durch extreme Abplattung der Hornzapfen nicht unbeträchtlich, so daß auch sie für näheren Vergleich wegfallen muß. So bleibt uns nur noch *Miotragocerus monacensis* (Stromer 1928) aus dem Sarmat von München (Flinz), Oberhollabrunn (Sickenberg 1929), Nexing und anderen Fundstellen Niederösterreichs. Sie sollen sich durch Knickung der Schädelachse, allgemeine Form des Schädeldaches, Stirnbreite, Länge und Proportionen der Hornzapfen von *Dystychoceras* unterscheiden.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Von einem wesentlichen Unterschied in der Knickung der Schädelachse kann nicht die Rede sein, wie ich mich durch direkten Vergleich zweier Objekte von *Miotragocerus* und „*Dystychoceras*" *pannoniae* überzeugen konnte. Die Unterschiede im Bau der Hornzapfen sind zu sehr vom Wachstum bedingt, als ihnen wesentlicher Wert beigemessen werden kann. Wohl sind die Dimensionen von *Miotragocerus* geringer, ferner scheint der Hornzapfen im erwachsenen Zustand wesentlich kürzer gewesen zu sein, wie auch die Vorderkante nie so weit gegen distal gereicht hat. Unterschiede liegen — soweit feststellbar — wohl im Bau des Schädeldaches, indem *Miotragocerus* der intercorneale Wulst fehlt, die beiden Vertiefungen an der hinteren Innenseite der Hornzapfen nicht vorhanden sind und die seitlichen Leisten weniger deutlich in Erscheinung treten. Die Pneumatizität ist nur schwach geringer. Bei *Miotragocerus* springt der dorsale Orbitalrand überhaupt nicht vor. Außerdem ist die das Siebbein dorsal begrenzende Knochenpartie bei „*Dystychoceras*" gerade, bei *Miotragocerus* gekrümmt.

Auf Grund der vorhandenen Übereinstimmungen betrachte ich unsere Form als *Miotragocerus* und bezeichne sie daher, da ich den konstatierten Unterschieden bloß subgenerischen Wert beimessen kann, als *Miotragocerus* (*Dystychoceras*) *pannoniae* (Kretzoi).

Beiden Arten ist die Vor- bzw. Einwärtskrümmung der distalen Hornzapfenpartie eigen, und in dieser Beziehung kommt auch „*Tragocerus*" *leskewitschi* aus Sebastopol am nächsten. An sich spricht die Ähnlichkeit mit *Miotragocerus* wohl für eine primitivere Form und damit für ein sarmatisches Alter der Sebastopoler Fauna.

Aus der beigegebenen Maßtabelle (s. Tabelle I.) geht hervor, daß *Miotragocerus monacensis* und *Sivaceros gradiens* in den Proportionen der Hornzapfen der pannonischen Art am nächsten kommen. Besonders deutlich wird dies in den konstatierten Maßen der basalen bzw. distalen Hornzapfenabschnitte. Die Maße der mittleren Partien schwanken infolge des Wachstums zu sehr und sind daher nur mit Vorsicht zu gebrauchen.

Da Kretzoi keine eigentliche Diagnose gegeben hat, sei dies hier nachgeholt: schwach hirschgroßer Tragocerine mit schräg über den nur schwach vorspringenden Orbitae eingepflanzten, mäßig divergierenden Hornzapfen mit stufenförmiger, durch schubweises Wachstum bedingter Vorderkante. Distaler Hornzapfenabschnitt nach vorne innen gekrümmt, von rundlichem Querschnitt, im Gegensatz zu dem seitlich abgeflachten, mit starker Vorderkante versehenen Basalabschnitt. Vorderkante bzw. -wulst mit zunehmendem Alter gegen distal vorrückend. Hornzapfen ungefähr 30° zur

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Schädellängsachse schräg gestellt und etwa 110° nach hinten geneigt. Schädeldach vorne zwischen den Hornzapfen aufgewulstet. Schädeloberfläche seitlich von knöchernen Leisten begrenzt.

Vorkommen: Sopron, Vösendorf, Gaiselberg, Herzogbierbaum, Mistelbach, Wien XII, Inzersdorf, Neudegg b. Kirchberg-Wagram, Charmoille, Höwenegg, ?Melchingen, ?Salmendingen.

Geologische Verbreitung: unteres bis mittleres Pannon.

Die Reste aus dem Wiener Becken stammen vorwiegend aus den unterpliozänen Congerienschichten. In Vösendorf und Inzersdorf aus dem Horizont der *Congeria subglobosa* herrührend, lieferte die Sandgrube von Altmannsdorf *Aceratherium incisivum* Kaup, *Hipparion gracile* (Kaup), Rhinocerotide indet. (Cervide indet. bei Pia und Sickenberg 1934, Nr. 2071) und *Mastodon* (*Tetralophodon*) *longirostris* Kaup.

Aus Inzersdorf sind bisher an Säugetieren *Mastodon* (*Tetralophodon*) *longirostris* Kaup, *Dinotherium giganteum* Kaup, *Hipparion gracile* (Kaup), *Hyotherium palaeochoerus* (Kaup), *Brachypotherium* cfr. *goldfussi* (Kaup) und ein tigergroßer Felide (? *Machairodus*) bekanntgeworden.

Die zusammen mit dem Hornzapfenfragment aus dem Besitze Herrn Dr. H. Zapfe's in Altmannsdorf gesammelten Säugetierreste umfassen folgende Arten: *Lycyaena chaeretis* Gdry. (Zapfe 1948), *Aceratherium incisivum* Kaup, *Hipparion gracile* (Kaup) und *Dinotherium giganteum* Kaup, die in ihrer Gesamtheit für Pont (i. w. S.) sprechen und, den Angaben Herrn Dr. H. Zapfe's zufolge, aus *Congeria subglobosa* und *Melanopsis vindobonensis* führenden Schichten stammen. Die Reste von Gaiselberg bei Zistersdorf stammen aus unterpannonen Schottern (H. Zapfe 1949).

III. Beschreibung der Wachstumsstadien der Hornzapfen.

Stadium I. (Siehe Abb. 1a, 3a).

1934 *Protoryx* sp. (Pia und Sickenberg 1934, Nr. 2357).
1934 *Palaeoryx* sp. (Pia und Sickenberg, 1934, Nr. 2358).

Material: Linker Hornzapfen eines jungen Individuums von Altmannsdorf (Wien-Meidling), Sandgr. des S. Nitsch, Naturhistor. Mus. Wien 1900. Hornzapfenfragment aus Mistelbach (Niederösterr.). Städt. Mus. Mistelbach.

Der linke Hornzapfen von Altmannsdorf ist bis auf die Spitze und ein vorne an der Basis gelegenes Stück vollständig erhalten und umfaßt außen, hinten und innen die Basis, so daß die dorsale Begrenzung der Orbita mit einem Rest der Postorbitalspange und einem Teil der frontoparietalen Nahtfläche erhalten ist. Der zum Schädeldach bzw. Stirn führende Teil ist weggebrochen, so daß

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

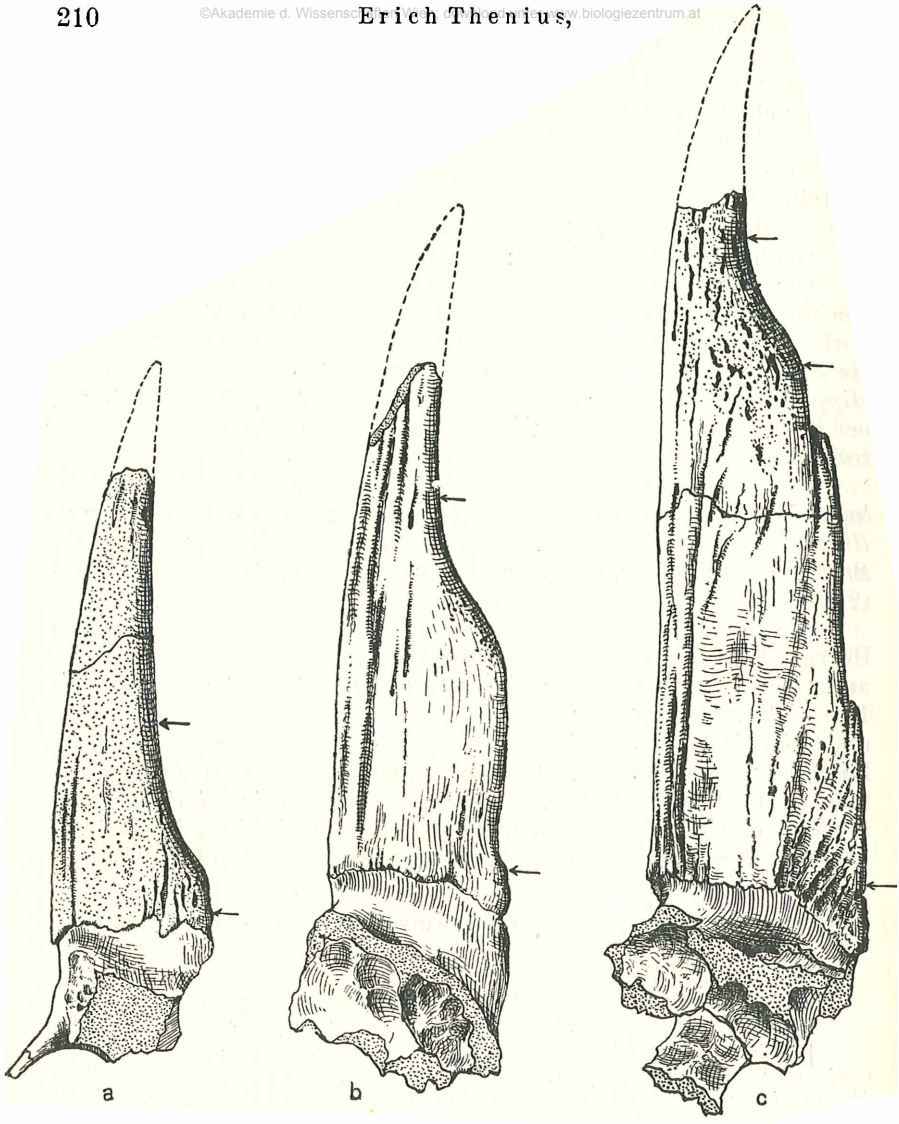

Abb. 1. *Miotragocerus (Dystychoceras) pannoniae* (Kretzoi). Ansicht der linken Hornzapfen von der Innenseite. $^3/_7$ nat. Gr.
a) von einem juvenilen Individuum aus Altmannsdorf (Wien-Meidling),
b) von einem älteren Individuum aus Mistelbach (N.-Ö.).
c) von einem fast erwachsenen Tier aus Inzersdorf.
Sämtlich Pannon. a) und c) in der Geolog.-Paläontolog. Abtlg. des Naturhist. Museums in Wien, b) im Städt. Museum zu Mistelbach.

auf Verlauf der Stirnfläche nur geschlossen werden kann. Immerhin konnte durch sorgfältige Präparation die recht voluminöse, bis 5 cm über die Orbita in den Hornzapfen reichende Stirnhöhle freigelegt werden, die somit einen größeren Raum einnimmt als bei einem mir vorliegenden Stück von *Miotragocerus monacensis* aus Oberhollabrunn. Kann über Lage und Zahl der Foramina supraorbitalia nichts ausgesagt werden, so erlauben die noch vorhandenen Reste des Schädeldaches eine Orientierung des Zapfens, die ergibt, daß dieser schräg zur Schädellängsachse gestanden haben und etwa 110° nach hinten geneigt gewesen sein mußte. Die Neigung wird durch die bereits erwähnte Vorwärtskrümmung des Hornzapfens etwas ausgeglichen.

Der Hornzapfen selbst ist an seiner Oberfläche porös, hinten mit einigen Furchen versehen und zeigt vorne an der Basis die schon besprochene, etwa zwei Zentimeter hohe Ausbeulung, die an der — unbeschädigten — Innenwand löchrige Struktur besitzt. Dadurch ist der Querschnitt an der Basis oval. Oberhalb der Verdickung nimmt der Hornzapfen gegen die Spitze langsam an Stärke ab. Die Rugositäten, deren Verlauf des Unterandes annähernd der Begrenzung der Hornscheide entspricht, reichen vorne und hinten tiefer als seitlich. Als Gesamtes gesehen, ist der Hornzapfen schwach gegen vorne gekrümmt, ohne eine Torsion aufzuweisen.

Stadium II. (Siehe Abb. 1b, 3b).

1934 *Tragocerus amaltheus* (Roth und Wagner) (Pia und Sickenberg 1934, Nr. 2350).

Material: Linker Hornzapfen eines älteren Individuums von Mistelbach, Städt. Mus. Mistelbach. Linker Hornzapfen aus Vösendorf, Sammlung Ritter-Gulder, Wien[1].

Ein im Umfang ähnlich erhaltener linker Hornzapfen eines älteren Individuums liegt mir aus der Umgebung von Mistelbach vor. Abgesehen von den etwas größeren Dimensionen läßt auch er die annähernd gleich stark pneumatisierte Basis erkennen. Median ist das Frontale bis über die mediane Frontalnaht erhalten, wodurch die Stirnbreite und Schrägstellung der Hornzapfen zur Schädellängsachse (etwa 30°) meßbar wird. Distal fehlt etwas mehr von der Spitze als beim Altmannsdorfer Exemplar. Charakteristisch ist der schwach konvexe Hinter- und der durch die nun bis 8,5 cm vorgerückte Vorderkante gestufte Vorderrand. Oberhalb der Kante ist der Querschnitt rundlich, während er gegen

[1] Für Überlassung dieses Hornzapfens zur Bearbeitung sei den Herren Oberinspektor O. Ritter und A. Gulder auch an dieser Stelle bestens gedankt.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

proximal immer mehr länglichere Umrißlinien zeigt, wobei die Außenfläche kaum, die Innenseite ziemlich gewölbt ist. Auch hier treten Furchen nur an der hinteren Innenseite des Hornzapfens auf. Im Profil betrachtet, kommt der gestufte Vorderrand sehr schön zur Geltung und läßt den anscheinend in zwei Etappen erfolgten Zubau von Knochensubstanz erkennen (s. Abb. 1 b), auf deren Bedeutung ich unten noch zurückkomme. Von vorne betrachtet, verläuft die wulstförmige Vorderkante etwas schräg nach außen zu, wodurch der Kiel unten mehr innen, oben mehr außen gelegen ist. Die Querschnittsbilder sind aus beigegebenen Abbildungen ersichtlich. Die Krümmung des Hornzapfens, welche speziell im distalsten, stark verjüngten Abschnitt zur Geltung kommt, ist deutlich.

Die Stirne selbst ist am Vorderrand des Hornzapfens nur äußerst schmal, und der Abstand beider Hornzapfen an ihrer Basis dürfte 30 mm nicht überschritten haben. Die vorhandenen Reste des Frontale lassen auf flach ansteigende, zwischen den Hornzapfen vorne etwas aufgewulstete Stirn schließen. An der hinteren Innenseite der Hornzapfen finden sich Vertiefungen.

Der Verlauf der Rugositäten entspricht dem Stadium I. Auch hier zeigt der die Stufe bildende Oberrand der Vorderkante jene löchrige Struktur, die auf Knochenzuwachs an dieser Stelle schließen läßt.

Stadium III. (s. Abb. 1 c, 2, 3 c).

1907 *Tragoceras amaltheus* Gaudr. (Schaffer 1907, p. 99).

1934 *Tragocerus amaltheus* (R. und W.) (Pia und Sickenberg 1934, Nr. 2351).

Material: Linker und rechter Hornzapfen eines fast erwachsenen Tieres aus Inzersdorf bei Wien. Naturhistor. Mus. Wien 1860/XVIII, 1 u. 2.

Dem linken Hornzapfen fehlen ungefähr 67 mm der Spitze, wie das vollständig erhaltene Stück der Gegenseite vermuten läßt. Dafür umfaßt der linke Zapfen noch Reste der Orbita und mediane Partien des Frontale, die am rechten Hornzapfen, der knapp über der Basis abgebrochen ist, nicht mehr vorhanden sind. Des besseren Vergleiches wegen ist der linke Hornzapfen abgebildet worden. — Den Mistelbacher Hornzapfen um ein gutes Drittel an Länge übertreffend, zeigt er im Profil große Ähnlichkeit mit der 2. „Rasse" von *Tragocerus amalthea* aus Pikermi, beweist aber durch Beschaffenheit der distalen Partie und seine, wenn auch nur schwache Gesamtkrümmung nach vorne innen die einwandfreie Zugehörigkeit zu oberwähnten Resten.

Damit war die Identität der als *Protoryx, Palaeoryx* und *Tragocerus amaltheus* aus dem Wiener Becken zitierten Hornzapfen gegeben.

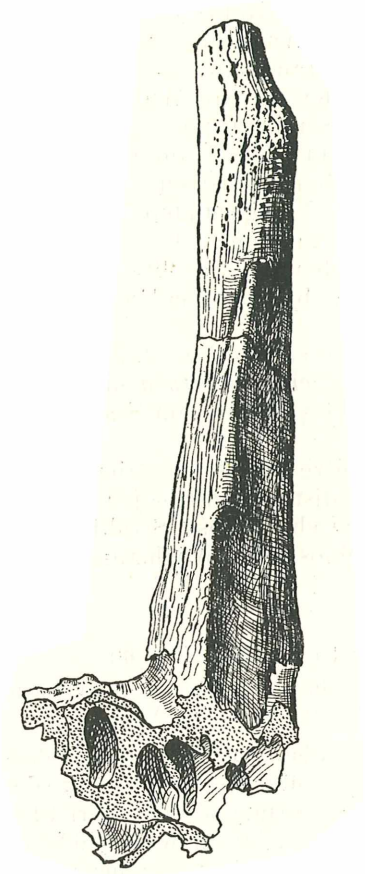

Abb. 2. *Miotragocerus (Dystychoceras) pannoniae* (Kretzoi). Vorderansicht des in Abb. 1c dargestellten linken Hornzapfens.

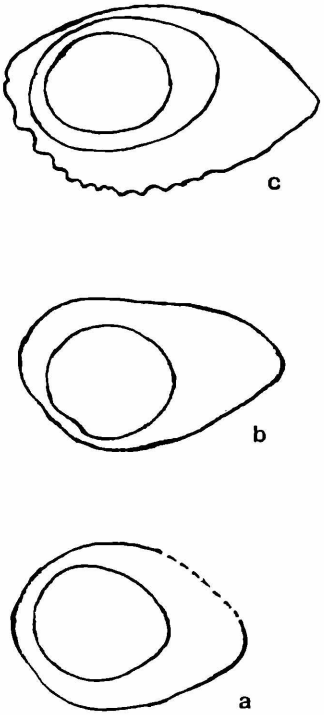

Abb. 3. Querschnitte der in Abb. 1a—c dargestellten Hornzapfen. Siehe Pfeile bei Abb. 1.

Wie aus obigem hervorgeht, ist auch hier die etwa 8 cm lange Spitze des Hornzapfens von rundlichem Querschnitt. Interessant ist der Hornzapfen ferner durch die an der Hinterkante annähernd senkrecht, außen dagegen schräg von unten gegen die Vorder-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

kante zu verlaufenden Furchen, die auch an dem Soproner Exemplar erkennbar sind und auf deren Bedeutung ich noch im folgenden zu sprechen komme, und durch den abgestuften Vorderrand, der den etappenförmigen Zuwachs der Kante bestätigt. Während die beiden unteren Stufen bereits ihr Wachstum abgeschlossen hatten, wie die kompakte Knochensubstanz und die annähernd glatte Oberfläche vermuten läßt, muß der oberste Wulst zur Zeit des Verendens des Tieres noch im Wachsen begriffen gewesen sein, da seine Oberfläche, wie bereits B. Bohlin (1935) für Hornzapfen von *Tragcerus amalthea* erwähnt, jene charakteristische poröse Beschaffenheit aufweist. Geringe Höhe und abgerundete Form des obersten Vorsprunges bestätigen diese Annahme.

An der Basis erreicht der Hornzapfen seine größte ant. post. Länge, so daß der Querschnitt bei außen abgeflachtem Umriß längsoval erscheint.

Frontale und Lage der Orbita, deren dorsale Ränder, wie bereits erwähnt, im Gegensatz zu *Tragocerus amalthea* nicht oder nur schwach vorspringen, weichen nicht von den von Stadium II. geschilderten Verhältnissen ab.

Der rechte Hornzapfen, dessen Spitze zur Gänze erhalten ist, weist an der gesamten Oberfläche der distalen Partie jene für im Wachstum befindliche Hornzapfen typische poröse Struktur auf, zum Zeichen seines noch nicht abgeschlossenen Wachstums.

Stadium IV.

1934 ? *Gazella* sp. (Pia und Sickenberg 1934, Nr. 3643).

Material: Rechtes Hornzapfenfragment eines erwachsenen Individuums aus Altmannsdorf (Wien-Meidling), Sammlung Dr. H. Zapfe, Wien.

Das Bruchstück umfaßt bloß den distalen, mit kreisrundem Querschnitt versehenen Abschnitt, dem überdies ein Stück der Spitze fehlt, und die stufenförmig vorspringende Vorderkante. Das gesamte Fragment ist 117 mm lang. Es zeigt die wesentlichsten Merkmale unserer Form und erweist sich durch den nahezu dreikantigen Querschnitt an der proximalen Bruchfläche, durch Oberflächenbeschaffenheit und kompakte Hornzapfenstruktur als erwachsenes Individium. An der hinteren Innenseite, knapp hinter der Stelle, an der die Innenfläche gegen hinten umbiegt, ist eine deutliche Furche bis zu zwei Drittel des erhaltenen Restes verfolgbar.

Die gegen die Vorderkante zu verlaufenden Furchen sind, soweit sichtbar, auch hier bogig gekrümmt.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

IV. Schlußfolgerungen.

Zu welchen Schlußfolgerungen berechtigt uns das oben beschriebene Material?

1. der beim jungen Tier rundliche Querschnitt des Hornzapfens wird mit zunehmendem Alter flacher,

2. er ist durch Anlagerung von Knochensubstanz an der Vorderkante bedingt,

3. diese Anlagerung erfolgte etappenweise (periodisch?),

4. und zwar von unten nach oben.

Erfordern Punkt 1 bis 3 keine weitere Erläuterung, so glaube ich doch, darauf hinweisen zu müssen, daß die Anlagerung der Knochensubstanz an der Vorderkante von unten nach oben und nicht umgekehrt erfolgt ist, da mir aus den Bemerkungen Bohlin's (1935, p. 8) das Gegenteil hervorzugehen scheint, indem er schreibt: „In einem Fall, wie Fig. 12, II, fing die Ausbeulung der Vorderkante bei b (oben, der Verf.) an und neue Abschnitte wurden bis b^1 (unten, der Verf.) immer weiter hinzufügt. Von b^1—a behält das Horn denselben Querschnitt, bei a fängt die Neubildung von Knochen an der Vorderkante aufs neue an".

Gerade der als Stadium III. zur Abbildung gebrachte Hornzapfen zeigt eindeutig, daß die Anlagerung des Knochens nur von unten nach oben erfolgt sein kann. Der umgekehrte Prozeß könnte praktisch nur dann eintreten, wenn die Hornscheide tatsächlich gewechselt worden ist, was naturgemäß dahingestellt bleiben muß.

Wie schon daraus hervorgeht, setzt Bohlin im Gegensatz zu Pilgrim (1937, p. 781), der einen regelmäßigen Wechsel der Hornscheide nicht für notwendig erachtet, einen mehr minder regelmäßigen Abwurf der Hornscheide voraus, da nach ihm „ein Horn, dessen Querschnitt in verschiedener Höhe so unregelmäßig wechselt, und das noch dazu in einer eigentümlichen Weise nach vorne zu gewachsen ist, kaum mit einer permanenten Hornscheide bedeckt gewesen sein kann" (Bohlin 1935, p. 8). Diesen Ausführungen kann ich nur bedingt beipflichten.

Nun setzt das periodische Wachstum allein noch nicht ein Abwerfen der Hornscheide voraus. Bekanntlich wächst das Horn der Cavicornier — wenn man von *Antilocapra americana* absieht — im Gegensatz zum Knochenzapfen nur basal durch Zuwachs neuer Keratinsubstanz, so daß die (permanente) Hornscheide periodisch in die Höhe geschoben wird. Der Knochenzapfen dagegen wächst oberflächlich durch Anlagerung. Bei *Antilocapra* jedoch wächst die neue Hornscheide (nach Abwurf der alten) von oben nach unten,

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

so daß, soll der Hornzapfen weiterwachsen, die Hornscheide von Zeit zu Zeit abgeworfen werden muß (s. Weber 1927, p. 27, Pilgrim 1941).

Es erhebt sich nun die Frage, ob uns der im Verlauf der ontogenetischen Entwicklung wechselnde Hornzapfenquerschnitt zur Annahme eines periodischen Wechsels der Hornscheide berechtigt.

Um dies zu entscheiden, müssen wir uns vor Augen halten, daß praktisch die Hornscheide die Hornzapfenform bedingt (vgl. Duerst 1926), da das Keratin im Gegensatz zur Knochensubstanz nicht umbildungsfähig ist. So wird bei spiralhörnigen Boviden die Spirale stets in der Hornscheide vorausgebildet. Desgleichen ziehen Verletzungen der Hornscheide entsprechende Veränderungen des Hornzapfens nach sich. Außerdem liegt die Hornscheide stets fest dem Hornzapfen auf.

Nun konnte oben (p. 212) nachgewiesen werden, daß der Hornzapfen an der Vorderkante zusätzlich Knochensubstanz anlagert, zuerst basal, die langsam spitzenwärts wächst. Dies würde bloß bedeuten, daß die ebenfalls wachsende und damit in die Höhe rückende Hornscheide basal breiter werden mußte, was durchaus ohne Abwurf vor sich gegangen sein kann. Mit der vorrückenden Vorderkante müßte die Hornscheide entsprechend höher rücken. Dies würde auch die konstant bleibende Form der Spitzenregion sämtlicher vier Wachstumsstadien erklären.

Jedenfalls erlauben die vorliegenden Exemplare nicht mit Sicherheit einen periodisch erfolgenden Hornscheidenwechsel anzunehmen, vorausgesetzt, daß das Wachstum analog zu den heutigen Boviden (außer *Antilocapra*) erfolgt ist. Geschah das Wachstum der Scheide von oben nach unten, wie beim amerikanischen Gabelbock, so erübrigt sich jede Debatte von vornherein.

Nachdem nun bereits mehrfach von *Antilocapra*, dem Gabelbock, die Rede war, füge ich noch einige Beobachtungen bei, die vielleicht für eine in der diesbezüglichen Literatur bereits geäußerte Gabelung der Hornscheide sprechen. Während G. E. Pilgrim (1937, p. 781, 1941) eine Gabelung der Hornscheide bei der Gattung *Tragocerus* für durchaus wahrscheinlich hält, drücken sich B. Bohlin (1935) und M. Kretzoi (1941, p. 339) etwas vorsichtiger aus, indem Bohlin sie bloß für *Tragocerus*formen mit gestufter Vorderkante, Kretzoi für *Dystychoceras* und *Sivaceros* für möglich hält.

Bei Besprechung des Hornzapfens aus Inzersdorf erwähnte ich dessen Furchung, die an der Außenseite nicht parallel zur Hornzapfenlängsachse, sondern bogig gegen dessen Vorderrand zu verläuft, was in analoger Weise beim Gabelbock gegen jene schwache

Vorwölbung am Hornzapfen, der die Zinke der Hornscheide entspricht, geschieht. Man könnte daher, sofern erwähnte Furchen nicht bloß, wie beim Geweih der Cerviden, Nahrungskanälen für die angebaute Knochensubstanz entsprechen, an den betreffenden Stellen an eine jeweilige Gabelung der Hornscheide denken.

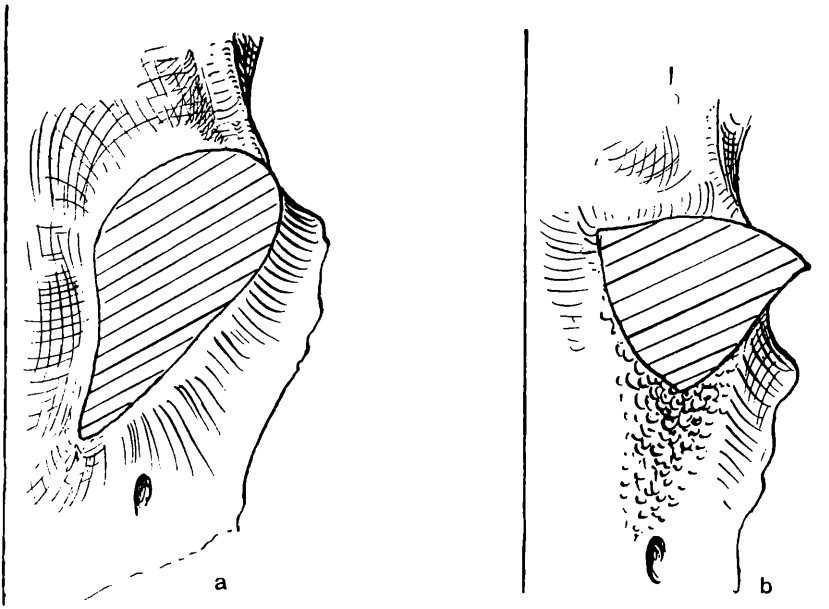

Abb. 4. Aufsicht auf das linksseitige Schädeldach mit basalem Hornzapfenquerschnitt, um die Unterschiede zwischen a) *Tragocerus amalthea* (R. u. W.) aus dem U-Pliozän von Pikermi und b) *Boselaphus tragocamelus* Pall. aus Indien zu zeigen. Verkleinert, senkrechter Strich = Schädellängsachse. a) Paläontolog. Inst. der Universität Wien, b) Säugetierabtlg. des Naturhist. Museums in Wien.

Im Zusammenhang mit diesen Fragen sei hier noch kurz die systematische Stellung von *Miotragocerus* innerhalb der von G. G. Simpson (1945) als *Boselaphini* new rank zusammengefaßten Formen gestreift.

Stromer (1928, p. 38) wies anläßlich der Errichtung der Gattung *Miotragocerus* auf gewisse Ähnlichkeiten der Tragocerusgruppe zu *Boselaphus tragocamelus* Pall., der ostindischen Nilgauantilope, hin, die sich besonders auf den hohlen Hornzapfen und der Art der Ausbildung des Schädeldaches bezogen. Einen

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Schritt weiter ging Pilgrim (1937), der den bisher den Tragelaphinen zugerechneten *Boselaphus* (vgl. Hilzheimer in Brehm 1916, p. 174) zu einer eigenen Unterfamilie erhob, der er u. a. auch *Tragocerus* und *Miotragocerus* einreihte (vgl. Simpson 1945). Obwohl ich gewisse Ähnlichkeiten, sei es im Gehörnbau oder im Gebiß, nicht verkenne, die sich bei unserer Art noch durch die Vorwärtskrümmung der Hornzapfen verstärken, kann ich dieses Vorgehen keinesfalls gutheißen, da, wie schon Stromer (l. c.) erwähnt, die Hornzapfen sich durch ihren dreieckigen Querschnitt deutlich unterscheiden. Wohl besitzen die meisten Tragocerinen dreikantige Hornzapfen, doch sind diese völlig anders zur Schädellängsachse orientiert, wie Abb. 4 zeigt. Während bei *Boselaphus* ein vorderer, äußerer und innerer Kiel vorhanden ist, sind die entsprechenden Kanten bei *Tragocerus* nach vorne innen, hinten außen und — wenn vorhanden — hinten innen gerichtet, so daß die Längenquerschnitte beider Hornzapfen bei *Tragocerus* gegen vorne, bei *Boselaphus* gegen hinten konvergieren.

Schlosser (1923, p. 593) stellt *Tragocerus* zu seiner Unterfamilie der *Pseudotraginae,* während Bohlin (1935, p. 16) schreibt: „*Tragocerus* sollte am besten zu einer eigenen Unterfamilie geführt werden", was der Wahrheit am nächsten zu kommen scheint und dem sich auch Kretzoi, indem er von Tragocerinen spricht, anschließt.

Was jedoch die Form des Wiener Beckens gegenüber den Tragocerinen der Pikermi-Fauna eine Sonderstellung einräumt, ist die auf Grund der Ähnlichkeit mit *Miotragocerus monacensis* wohl anzunehmende Herkunft von einheimischen miozänen Elementen. Daß *Protragocerus* als Ahnenform für *Tragocerus* und auch *Miotragocerus* nicht in Betracht kommt, ist in der Literatur bereits wiederholt betont worden.

Diese Feststellung gewinnt um so mehr an Wahrscheinlichkeit, als die gesamte Säugetier-Fauna des Unterpliozäns des Wiener Beckens — wenn man von *Hipparion, Ictitherium* und *Lycyaena* als Einwanderer aus dem Osten absieht — als Waldfauna auf miozäne Formen zurückgeht. In Pikermi dagegen überwiegen die Steppenformen, wie auch gegenüber den einheimischen Arten die Einwanderer, wie Gazellen, Giraffen, Erdferkel, Hyänen, Hystrix, Hyraciden, gew. Rhinocerotiden usw., zahlenmäßig vorherrschen.

Gleichzeitig bestätigt unsre Feststellung bezüglich der Form des Hornzapfens die von Pilgrim (1937, p. 735, 780 ff.) geäußerte Ansicht, daß der dreikantige Hornzapfenquerschnitt bei *Tragocerus* auf Formen mit rundlichem bzw. elliptischem Querschnitt (*Miotragocerus, Sivaceros*) zurückgeht.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle I. (Maße in Millimetern.)

Hornzapfen \ Art	*Miotragocerus (Dystychoceras) pannoniae*					*Miotragocerus monacensis*	*M. solidus* n. sp.	*Sivaceros gradiens*	„*Tragocerus*" *leskewitschi*	*Tragocerus amalthea* 2. Rasse
	Meidling	Mistelbach	Inzersdorf	Altmannsdorf	Sopron	Flinz, München	Atzgersdorf	Chinji	Sebastopol	Pikermi
ant.-post. Durchmesser (distal)	26,2	26,0	25,0	20,8	20,0	18,0	19,0	14,4	—	30,0
med.-lat. Durchmesser	25,0	24,5	23,0	20,0	21,0	15,0	16,0	10,0	—	21,0
Index	**104**	**106**	**108**	**104**	**95**	**120**	**118**	**144**	—	**143**
ant.-post. Durchmesser (a. d. Vorwölbung)	45,0	47,2	40,0	47,8	ca. 50,0	—	—	—	—	48,4
med.-lat. Durchmesser...	36,0	26,2	27,0	23,6	34,0	—	—	—	—	28,5
Index	**124**	**180**	**148**	**200**	**147**	—	—	—	—	**179**
ant.-post. Durchmesser (basal)	—	52,0	62,0	—	—	46,0	37,0	38,0	65,0	67,0
med.-lat. Durchmesser...	—	30,0	36,0	—	—	26,0	22,0	22,0	32,0	33,0
Index	—	**173**	**170**	—	—	**176**	**168**	**172**	**203**	**203**

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Zusammenfassung.

Es werden aus unterpliozänen Schichten des Wiener Beckens (Wien XII, Mistelbach, Inzersdorf u. a.) mehrere, verschiedene Wachstumsstadien von *Miotragocerus* (*Dystychoceras*) *pannoniae* umfassende Hornzapfen beschrieben, welche die bereits von Bohlin für *Tragocerus* gemutmaßten Veränderungen in Gestalt und Hornzapfenquerschnitt zeigen. Von dem mit rundlichen, ohne vorgewölbte Vorderkante versehenen Hornzapfen des jungen Tieres, bis zum weitgehend abgeflachten und durch gestufte Vorderkante (infolge des etappenförmigen Zuwachses) ausgezeichneten Hornzapfen des erwachsenen Individuums sind sämtliche Stadien vertreten. Sie bilden gleichzeitig eine Bestätigung der von Pilgrim (1937) vertretenen Ansicht hinsichtlich der Phylogenie des Hornzapfens.

Das periodische Abwerfen der Hornscheide, wie es heute noch beim jungen Rinde durch einmaligen Wechsel angedeutet erscheint, ist kaum wahrscheinlich, kann aber ebensowenig wie das Auftreten von eventuellen Gabelzinken, analog dem amerikanischen Gabelbock, bewiesen bzw. widerlegt werden.

Literatur.

Andree, J., Neue Cavicornier aus dem Pliozän von Samos. Paläontographica **67**, Stuttgart 1926.

Bohlin, B., Kritische Bemerkungen zur Gattung Tragocerus. Nova Acta Regiae Societ. Scient. Uppsal. IV, **9**, Nr. 10, Uppsala 1935.

Borissiak, A., Mammifères fossiles de Sebastopol. I. Mém. Com. géol., N. S. II., Livr. 84—87, St. Petersburg 1914.

Duerst, J. U., Das Horn der Cavicornier. Denkschr. Schweiz. nat. forsch. Ges. **63**, Basel 1926.

Friedl, K., Der Steinbergdom bei Zistersdorf und sein Ölfeld. Mitt. Geol. Ges. Wien **29**, Wien 1937.

Gaudry, A., Animaux fossiles et Géologie de l'Attique. Paris 1862.

Hilzheimer, M., in Brehm's Tierleben, Säugetiere, 4., 4. Aufl. Leipzig 1916.

Kretzoi, M., Neue Antilopenform aus dem Soproner Sarmat. Földtani Közlöny **71**, Budapest 1941.

Pavlow, M., Mammifères tertiaires de la Nouvelle Russie. Nouv. Mém. Soc. Imp. Natur. Moscou **17**, H. 3, Moskau 1913.

Pia, J., und Sickenberg, O., Katalog der in den österr. Sammlungen befindlichen Säugetierreste des Jungtertiärs. Denkschr. Naturhist. Mus. Wien **4**, Wien u. Leipzig 1934.

Pilgrim, G. E., Siwalik antelopes and oxen in the American Museum of Natural History. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **72/7**, New York 1937.

— und Hopwood, A. T., Catalogue of the Pontian bovidae of Europe in the departement of geology. Brit. Mus. Nat. Hist., London 1928.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Schaffer, F. X., Geologischer Führer für Exkursionen im inneralpinen Becken der nächsten Umgebung von Wien. Smlg. Geol. Führer **12**, Berlin (Borntraeger) 1907.

Schlosser, M., Die fossilen Cavicornier aus Samos. Beitr. Paläont. Österr.-Ungarns **17**, Wien 1904.

— in: Zittel, K. A., Grundzüge der Paläontologie II. 4. Aufl., München u. Berlin (Oldenbourg) 1923.

Sickenberg, O., Eine neue Antilope und andere Säugetiere aus dem O-Miozän Niederösterreichs. Paläobiologica **2**, Wien 1929.

Simpson, G. G., The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **85**, New York 1945.

Stromer, E., Wirbeltiere im obermiozänen Flinz Münchens. Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., math.-natwiss. Abt. **32**, H. 1, München 1928.

Vendl, M., Die Geologie der Umgebung von Sopron II. Erdeszeti Kiserletek **32**, Sopron 1930.

Weber, M., Die Säugetiere I. Jena (Fischer) 1927.

Zapfe, H., Neue Funde von Raubtieren aus dem Unterpliozän des Wiener Beckens. Sber. österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl. **157**. Wien 1948.

— Die Säugetierfauna aus dem Unterpliozän von Gaiselberg bei Zistersdorf in Niederösterreich. Verh. Geol. Bundesanst. Wien 1947 (1949).